1936
Lane Medical Library

Von der Ausschöpfbarkeit des Nervmuskelpräparates

zugleich ein Beitrag zur Physiologie der Nervenendplatte.

STANFORD UNIVERSITY
MAR
24
1938
LIBRARY

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen medizinischen Fakultät
der Friedrich-Alexanders-Universität
Erlangen

vorgelegt von

Siegfried Pracht

aus Deutmannsdorf in Schlesien.

Tag der mündlichen Prüfung: 19. Dezember 1936.

1936

Buchdruckerei Karl Döres, Erlangen, Jägerstraße 3.

1937/101

Referent: Professor Dr. R. Matthaei
Dekan: Geheimrat Professor Dr. F. Jamin

Uebersicht.

I. Begriff und Fragestellung.
Ermüdung — Erschöpfung — Ausschöpfung. Die Frage nach der Ausschöpfbarkeit bei indirekter Muskelreizung.

II. Das Versuchsverfahren.
Grundsätzliches über Versuche am isolierten Organ. Präparat und Reizungsart.

III. Die Bedingungen der Ausschöpfbarkeit.
Reizstärke und Belastung. Die Reizungsart. Die Deutung der Bedingungen.

IV. Zur Physiologie der motorischen Endplatten.
Verworns Erregbarkeitstypen. Zentrenähnliche Verrichtungen der motorischen Endplatten.

V. Zusammenfassung.

I. Begriff und Fragestellung.

Der Begriff „Ermüdung“ kann handelnd und leidend gefaßt verden („ermüdender Vortrag“, „ermüdeter Hörer“). Das eine Mal ist der Vorgang der Beanspruchung gemeint, das andere Mal ornehmlich ein Zustand verminderter Leistungsfähigkeit („Ermüungsgrad“), der freilich in seiner zeitlichen Entwicklung betrachtet verden kann. Der physiologische Ermüdungsbegriff zielt fast usschließlich auf die zweite Fassung. So bestimmt Verworn (17) Ermüdung als Arbeitslähmung (durch Arbeit entstandene Lähnung) und kennzeichnet sie damit zugleich als eine allgemeine ebenserscheinung. Alle Merkmale der Ermüdung (bei Muskeln . B. die „Treppe“, Verlangsamung der Streckung, Kontraktur nd Abnahme der Hubhöhe) führt Verworn auf denselben Grundorgang zurück: Die Verlangsamung im Ablauf der Lebensvoränge. Dem Ursprung nach unterscheidet er (18) indessen zwei Grade der Ermüdung.

1. Ermüdung im engeren Sinne nennt er den Folgezustand einer Anhäufung von Stoffwechselprodukten („Ermüdungsstoffe“).
2. Erschöpfung dagegen ist der mit fortschreitender Unzulänglichkeit der Restitutionsvorgänge sich herausbildende Mangel an energieliefernder Substanz.

W. R. Heß (4) hat dieser Unterscheidung später eine biolosche Deutung gegeben. Für ihn ist Ermüdung im engeren Sinne der Ausdruck einer regulatorischen Hemmung, welche on der Arbeit zurückhält, um vor Erschöpfung zu schützen“. Die in der vorliegenden Untersuchung angeschnittene Frage läßt s zweckmäßig erscheinen, für den Endzustand einer vollständigen Erschöpfung ein besonderes Wort zu prägen. Der Zustand eines Muskels, der infolge gehäufter Arbeit die Fähigkeit verloren hat,

auf einen Reiz hin überhaupt noch mit einer Zuckung anzusprechen, der also jedes Vermögen zu einer Arbeitsleistung (wenn auch vorübergehend) verloren hat, heiße „Ausschöpfung".

Nach älteren Untersuchungen scheint die Annahme notwendig, der isolierte Froschmuskel sei bei Reizung durch den Nerven, also auf dem natürlichen Wege zu seiner Erregung, nicht ausschöpfbar. Eine Beobachtung von A. Waller (19) besagt Folgendes: Ein Muskel, der nach tetanisierenden Reizen vom Nerven aus keine Hubhöhe mehr liefert, vermag sich noch bei direkter und genügend starker Reizung zu kontrahieren. Waller folgert daraus, daß die Nervenendigungen früher als die Muskelsubstanz ermüden, da ja nach den Untersuchungen von Wedenski und Bowditch eine etwaige Ermüdung des Nerven nicht in Frage kommt. Ganz ähnlich lautet das Ergebnis der Untersuchungen von Santesson (13, 14). Er nimmt an, „daß zuweilen die Muskelsubstanz, oft aber, und vor allem bei starken Prüfungsreizen die motorischen Nervenendapparate früher ermüden". Dieser Auffassung schließt sich auch Schenck (15) an, wenn er schreibt: „Da beim unermüdeten Muskel die indirekte Erregbarkeit größer ist als die direkte, und da der Nerv selbst bekanntlich an der Ermüdung nicht teilnimmt, so folgt, daß auch bei Einzelreiz die Ermüdbarkeit des Nervenendorganes größer ist als die des Muskels selbst."

Gerade die von Schenck am schärfsten ausgesprochene Annahme, die Nervenendplatte sei leichter ermüdbar als die Muskelfaser, fordert zur Kritik heraus. Berechtigen die dargelegten Befunde wirklich zu dem Schluß, die Ermüdbarkeit der Endplatten sei auf Grund ihrer besonderen Eigenart größer? Zunächst ist doch nur festzustellen, daß die Endplatte, vermöge der natürlichen Reihenfolge, in der die Gebilde erregt werden, (bei praktischer Unermüdbarkeit des Nerven) zuerst ermüdet. Sobald die ermüdende Endplatte aber in ihrer Erregungsstärke nachläßt, muß der Muskel abgeschwächte Reize erhalten, und er kann so geschont werden. Sicher ist dies der Fall, wenn die Erregung der Endplatte soweit abgenommen hat, daß sie zur Reizung der Muskelfaser überhaupt nicht mehr ausreicht. Dann verlegt die erschöpfte Endplatte der Nervenerregung den Weg zum Muskel. Somit muß schon die physiologische Erregungsfolge der Gebilde einen Schutz der Muskelenergie vor der Ausschöpfung bewirken. Die Vorschaltung der motorischen Enplatte hätte dann den Sinn einer Sicherung der Leistungsbereitschaft des Muskels.

Ist aber diese Funktionseigenschaft in allen Lebenslagen die gleiche, oder ändert sich ihre Wirkungsweise entsprechend der

Lebensforderungen? So wenig es wahrscheinlich ist, daß der Organismus im Notfall nicht über die geschonten Muskelenergien verfügen kann, so wenig ist es mit der Zielstrebigkeit des Lebens vereinbar, daß gerade die biologische Einheit, die doch vornehmlich für den Kampf nach Außen eingesetzt werden soll, nicht alle dieser Aufgabe dienenden Reserven mobil machen könnte. Warum sollte es infolgedessen nicht möglich sein, einen Muskel auf nervösem, dem natürlichen Wege voll auszuschöpfen? Bietet uns hier nicht die Natur einen entsprechenden Hinweis?

Aus meiner Praktikantenzeit erinnere ich mich besonders lebhaft eines Fähnrichs, der plötzlich an Schizophrenie erkrankte. Der junge, auffallend kräftige Mensch tobte trotz Dauerbad und allen erdenkbaren Medikamenten ununterbrochen, ohne zu ermüden oder zu erschöpfen; allerdings magerte er in dieser Zeit bis zum Skelett ab. Ich legte mir angesichts dieser Beobachtung immer wieder die Frage vor, warum ermüdet dieser Mensch nicht, wie kommt es, daß hier anscheinend jede vor Erschöpfung schützende Sicherung durchbrochen wird oder völlig versagt. Ein noch größeres Rätsel bedeutete mir die Tatsache, wie dieser Zustand viele Wochen ausgehalten werden kann, ohne daß der Betreffende daran vorzeitig zugrunde geht. Die Tötung von Menschen durch Schlaflosigkeit war früher eine Art Folter. Diese Menschen sollen nicht länger als neun Tage am Leben geblieben sein.

Nicht nur in krankhaften Zuständen, wie auch in der Ekstase, sondern ebenso von Gesunden werden ungewöhnliche Kraft- und Geschicklichkeitsleistungen vollbracht, so von den begeisterten Soldaten oder dem Sportler unter der Anfeuerung der Masse. Auch bei Tieren kommen sie vor. Ich denke z. B. an gehetztes Wild, das Verhalten der Tiere in der Brunstzeit oder an die Leistungen der Zugvögel. Einen wunderbaren Einblick in diese Lebensvorgänge gewährt uns eine Abhandlung von A. Bier (2) über die „Höchstleistungen durch seelische Einflüsse und durch Daseinsnotwendigkeiten." Aus solchen Betrachtungen erwuchs unsere Fragestellung, sie lautet: Ist die im Muskel gesparte Energie dem Zugriff des Organismus überhaupt unzugänglich? — Darüber hinaus ergaben sich Ausblicke auf die Physiologie der Nervenendplatte, die in einem besonderen Abschnitt behandelt werden sollen.

II. Das Versuchsverfahren.

Voraus sei einem Einwande begegnet, der aus der Tatsache abgeleitet werden könnte, daß hier Versuche am isolierten Nerv-

muskelpräparat ausgeführt wurden. Gerade in letzter Zeit melden sich Stimmen, die darauf hinweisen: Befunde an isolierten Organen sind unter organismusfremden Bedingungen erhoben; sie lassen sich daher nicht ohne weiteres auf das Verhalten in dem natürlichen Gefüge des Tierkörpers übertragen. Dagegen sind folgende Gedanken geltend zu machen.

1. Die größere Lebenszähigkeit eines Kaltblüterorganes, die sich ja gerade in dem langdauernden Ueberleben nach Herauslösung aus dem Gesamtverbande bekundet, deutet auch auf eine verhältnismäßig hochgradige Selbständigkeit hin.

2. Die Versuche, die eine Ausschöpfbarkeit des Muskels bei Reizung durch den Nerven in Zweifel setzen, wurden ebenfalls am Nervmuskelpräparat ausgeführt.

3. Um eine neue Erscheinung nachzuweisen, ist es — das zeigt die Geschichte der Wissenschaft immer wieder! — zunächst einmal nur erforderlich, überhaupt irgendwelche Versuchsbedingungen aufzuzeigen, unter denen sie zuverlässig eintritt.

4. Meine Befunde werden zeigen, daß die Ausschöpfung des Nervmuskelpräparates bei Reizung des Nerven unter besonderen Bedingungen erreicht wurde, die auf den normalen Gebrauch der Gebilde in ihrem ungestörten Gesamtverbande hinweisen. (Siehe die Ausführungen über Belastung und Reizart).

Die Versuche wurden in den Monaten März bis Mai an Ischiadicus-Gastrocnemius-Präparaten von im Herbst gefangenen Temporarien, die im Keller des Instituts überwintert hatten, durchgeführt. Der Versuchsraum war absichtlich kühl gehalten (12—15°) und die Herrichtung der Präparate erfolgte stets unmittelbar vor Vesuchsbeginn. Gleich nach Fertigstellung kam das Präparat in eine Feuchtkammer, so daß auch bei langen Versuchen eine Austrocknung oder anderweitige Schädigung des Nerven nicht erfolgen konnte. Als Reizgerät diente ein Schlitteninduktorium. Die Reizstärke wurde durch Verschieben der Sekundärspule verändert. Jedoch wurden möglichst Rollenabstände verwendet, bei denen die Schließungsschläge unwirksam blieben. Die Ermüdung wurde durch langdauernde Reizfolgen erreicht.

Zwei verschiedene Arten von Reizfolgen wurden benutzt.

1. Die Einzelreiz-Folge (ER) wurde durch ein in den Primärkreis eingeschaltetes Metronom mit Quecksilberkontakten erzielt. Das Metronom war in allen Versuchen auf 84 Unterbrechungen in der Minute eingestellt.

2. Die Reihenreiz-Folge (RR) bestand aus Gruppen von jeweils 4—20 Reizen der Frequenz 50 in der Sekunde, die mittels

des Wagner'schen Hammers am Schlitten erhalten wurde. Deren Folge wurde mit der Hand durch Schließen und Öffnen eines Metallkontaktes ausgelöst und zwar so, daß jede Reizgruppe den Muskel erst wieder bei weitgehender Erschlaffung traf. (Nach abgeklungener Kontraktur). Die Reizung erfolgte also nicht in festen Zeitabschnitten, sondern richtete sich ganz nach dem Zustande des Muskels [1]).

Der Sekundärstrom wurde vermittels einer Wippe einmal zum Nerven, das andere Mal zum Muskel geleitet. Für die Reizübertragung auf den Nerven benutzte ich zur Vermeidung von Stromschleifen Hering'sche Schutzelektroden. Zur Stromzuleitung bei der direkten Muskelreizung wurden die Halteklemme des Femurstumpfes und eine Nadel, die dicht oberhalb der freien Sehne in den Muskel eingestochen war, verwendet. An der freien Sehne des Muskels griff der Verbindungsdraht zum Schreibhebel an, der die Hubhöhen auf eine berußte, elektrisch betriebene Kymographientrommel in einem Uebersetzungsverhältnis von 1:8 schrieb. Die am Muskel wirksame (unter Berücksichtigung der Hebelübertragung errechnete) Belastung schwankte zwischen 9 und 93 gr.

III. Die Bedingungen der Ausschöpfbarkeit.

Um ein Nervenmuskelpräparat bei Reizung über den Nerven voll auszuschöpfen, d. h. den Zustand zu erreichen, in dem der Muskel auch auf direkt einwirkende Reize nicht mehr ansprach, konnte ich ER wie RR anwenden, aber es waren eine bestimmte Reizstärke und eine bestimmte Belastung erforderlich. Die Reizstärke mußte so eingestellt sein, daß sie am frischen Muskel gerade maximale Muskelzuckungen hervorrief. Reize dieser Stärke nennt Verworn maximal [2]). Reize von höherer Intensität, die indessen keine größeren Hubhöhen mehr erzielen können, heißen dann nach Verworn supermaximal. Submaximale Reize endlich sind solche, deren Stärke zwischen der eben wirksamen Schwellenintensität und der maximalen liegt. Es erwiesen sich also auch bei sonst günstigen Bedingungen submaximale oder supermaximale Reize als ungeeignet, eine Ausschöpfung zu erreichen. Ich werde die

1) Wie Thörner und auch später Vészi (8) nachweisen konnten, ermüdet der herausgeschnittene Kaltblüternerv schon bei faradischer Reizung von 8—10 Schlägen in der Sekunde und noch leichter bei größerer Frequenz. Obgleich ich in einer größeren Anzahl von Versuchen diese Reizform gebrauchte, kann ich trotzdem eine dadurch bedingte Ermüdung des Nerven ausschließen, da die einzelnen Reizstöße in größeren Abständen erfolgten u. auftretende Ermüdungserscheinungen inzwischen wieder abklingen konnten.

2) Erregung und Lähmung. S. 40/41.

deutschen Ausdrücke „Bestreize“, „Überreize“ und „Unterreize“ bevorzugen. Als erste Bedingung der Ausschöpfbarkeit wäre also der Bestreiz zu nennen.

Die erforderliche Belastung betrug im Mittel 53 gr. Sie heiße „Vollbelastung“. Größere oder kleinere Gewichtseinwirkungen mögen als Ueber- oder Unterbelastung gelten.

Zur Veranschaulichung des Einflusses der Belastung sei hier zunächst ein typischer Versuchsverlauf geschildert. Es handelt sich um einen Versuch mit ER. Die Hubhöhen betrugen am Anfang der Zuckungsreihe bei Vollbelastung und dem Uebersetzungsverhältnis des Schreibhebels von 1:8 im Mittel 27 mm. Die „Treppe“ war nur schwach ausgeprägt. Dann nahmen die Hubhöhen im weiteren Verlauf des Versuches anfangs schneller, späterhin langsamer ab und schwanden nach etwa 6—7000 Kontraktionen — nach einer Stunde — ganz. Legte ich nun die Wippe auf direkte Reizung um, so blieben alle Reize auch bei völlig übereinandergeschobenen Rollen wirkungslos, mit a. W., der Muskel war ausgeschöpft. Zur Erlangung dieses Zieles durfte ich keine der Bedingungen während des Versuches ändern. Wenn ich etwa ganz am Schluß das Gewicht wesentlich verringerte, um eine größere Hubhöhe und mehr Zuckungen zu erhalten, dann erlebte ich die Ueberraschung, daß nach dem Umschalten auf direkte Reizung der Muskel wieder zu arbeiten begann. Er hatte sich also bei Unterbelastung relativ erholt.

Etwas verwickelter erwies sich der Einfluß der Reizungsart [1]).

Die Reizfolge mußte in jedem Falle, d. h. bei ER und RR so eingerichtet sein, daß der Muskel bis zum Beginn der nächsten Kontraktion möglichst voll erschlaffen konnte. So war dann auch die im vorangehenden Abschnitt mitgeteilte Einstellung des Metronoms gewählt worden. Und ich muß es als günstig für meine Versuchsergebnisse erachten, daß bei meinen Präparaten die Kontraktur auch im Verlaufe der Ermüdung nur mäßig ausgebildet war.

Im äußersten Gegensatz zu einer derartigen Reizfolge steht ununterbrochener Reihenreiz. Mit fortgesetzter Faradisierung bei einer Frequenz von 50 in der Sekunde konnte ich tatsächlich in keinem Falle den Muskel durch Nervenreiz ausschöpfen.

Daß die verschiedene Art der beiden von mir benutzten Reizfolgen für den Erschöpfungsgrad nicht gleichgültig war, ließ sich nur in solchen Versuchen erkennen, in denen die Ausschöpfung ausblieb. Wenn ich zur Darlegung dieses Unterschiedes

1) Zur völligen Klärung werden gerade in diesem Punkte noch weitere Untersuchungen notwendig sein.

nachfolgend zwei Versuche schildere, so mag der erste, mit ER durchgeführte zugleich als Gegenstück zu dem oben geschilderten erfolgreichen Ausschöpfungsversuch dienen.

In beiden Versuchen verwandte ich eine Unterbelastung von 9 gr., die mithin nur einem Sechstel der Vollbelastung entsprach. Die Anfangshubhöhe in dem Versuche mit ER war ungefähr die gleiche wie bei Vollbelastung. Sie nahm auch innerhalb der ersten Kontraktionen gleichschnell ab, um allerdings dann sehr viel langsamer zu verlieren und nach etwa 5000 Kontraktionen bei einem bestimmten kleinen Betrage stehen zu bleiben. Jetzt unmittelbar auf den Muskel einwirkende Reize ergaben maximale Hubhöhen, ein Zeichen, über welch große Energiemengen der Muskel noch verfügte, und wie wenig er bisher ausgeschöpft war. Noch nach 15000 indirekt erzeugten Kontraktionen (2 Std.) leistete der Muskel die gleiche Arbeit; die Hubhöhe war unverändert dieselbe geblieben, und weitere in gewissen Zeitabständen eingeschaltete direkte Reize ergaben keine merkliche Abnahme gegenüber der bei 5000 Kontraktionen direkt ausgelösten Hubhöhe. Diese Befunde ließen darauf schließen, daß trotz der ständigen Muskelarbeit die Muskelenergie nur unbedeutend erschöpft worden war, und auf diese Weise wahrscheinlich gar nicht ausgeschöpft werden konnte. Die Pause in der Reizfolge gestattet offenbar immer wieder den gleichen Grad einer relativen Erholung.

Einen ganz anderen Verlauf erhielt ich hingegen, als ich unter den gleichen Versuchsbedingungen wie vorhin RR anwandte. Die durch die RR bedingten tetanischen Kontraktionen ergaben natürlich eine mehrfache Hubhöhe; sie fiel jedoch ziemlich schnell ab und die Kontraktionen erschlafften außerordentlich träge. (Kontraktur). Mithin war auch die Reizfolge dementsprechend langsam, da der nächste Reizstoß immer erst auf einen möglichst erschlafften Muskel treffen sollte. Die Hubhöhen nahmen weiterhin gleichmäßig ab und waren schon nach 500 Kontraktionen erloschen. In diesem Falle kam es also nicht zu einem Gleichgewichtszustand, sondern die Hubhöhen fielen allmählich bis zum Nullpunkt ab. Freilich war der Muskel damit nicht ausgeschöpft, denn er vermochte sich bei den nun folgenden direkten ER noch sehr lange zu kontrahieren. Die Hubhöhe dieser Einzelzuckungen lag nur um wenige Millimeter unter der entsprechenden Anfangshöhe.

Der wesentliche Unterschied in der Wirkung der beiden Reizarten dürfte also darin bestehen, daß bei RR noch eine viel ausgeprägtere Einsparung von Muskelenergie zustande kommt. Die Endplatten werden dabei so vollständig erschöpft, daß keine Muskelzuckung mehr durch Nervenreiz möglich ist, und der Muskel

mithin bei fortgesetzter Reizung vollständig geschont wird. Es verdient hier Beachtung, daß die Frequenz meiner RR derjenigen des Willkürimpulses entspricht. Es dürfte mithin die von Waller u. a. gefundene Sicherungswirkung der Endplatte im natürlichen Betriebe des Muskels durchaus vorkommen.

Ich fasse die Bedingungen der Ausschöpfbarkeit eines Nervmuskelpräparates zusammen, um sodann deren Deutung zu versuchen.

1. Der Bestreiz ist ein Reiz, dessen Stärke als Einzelreiz verwendet eben ausreicht, die maximale Hubhöhe zu erzielen.
2. Die Vollbelastung stellt eine mittlere Belastung von der wirksamen Größe von 53 gr im Mittel dar.
3. Die Reizungsart muß in der Folge der Beanspruchungen des Muskels regelmäßig so lange Pausen lassen, daß sich der Muskel vor jeder neuen Zuckung nahezu vollkommen wieder strecken kann.

Der Bestreiz bedeutet, daß alle zuführenden Nervenfasern wirksam gereizt werden müssen. Es ist also begreiflich, daß ein Unterreiz nicht ausschöpfen kann. Daß mit Ueberreizen ebenfalls keine Ausschöpfung erreicht wird, dürfte sich durch eine Schädigung der Erregungsleitung (vielleicht erst im Laufe des Versuches) erklären lassen.

Auch der Einfluß der Vollbelastung erscheint leicht verständlich, jedenfalls im Vergleiche zur Unterbelastung. Der zu wenig belastete Muskel wird mit jedem Reiz eine nur geringe Beanspruchung erfahren, während die Endplatte immer den gleichen Impuls und so vermutlich auch die gleiche Erregung erhält. Sie muß also unter solchen Umständen vor dem Muskel erschöpft werden. Die Vollbelastung erreicht allerdings die äußerste Tragfähigkeit des Muskels (Höchstbelastung) bei weitem nicht. Bekanntlich vermag der herausgeschnittene Froschgastrocnemius nahezu ein Kilo zu heben. Aber der Betrag von 53 gr erhält dadurch eine gewisse biologische Bedeutung, daß er etwa dem Körpergewicht des Frosches entspricht.

Nicht so einfach läßt sich die Tatsache begreifen, daß bei Ueberbelastung keine Ausschöpfung erreicht wird. Stellt man eine den Fall der Unterbelastung entsprechende Ueberlegung an, so könnte man zu der Vermutung kommen, es müßte bei Ueberbelastung möglich sein, daß die Muskelfaser vor der motorischen Endplatte ausgeschöpft wird. Solchem Schlusse entsprechen aber die vorliegenden Versuchsergebnisse nicht. Somit scheinen die

Tatsachen zu der Annahme zu zwingen, daß bei Ueberbelastung die Endplatten nicht den vollen Impuls an den Muskel weitergeben. Das wäre eine Sicherungsmaßnahme, über deren Möglichkeit hier nicht weitere Mutmaßungen gemacht werden sollen.

Sind somit die ersten beiden von den aufgezeigten Bedingungen biologisch einigermaßen durchsichtig, so erscheint umso unverständlicher, daß Toda (16) in einer neueren experimentellen Untersuchung zu abweichenden Befunden gelangen konnte. Toda kommt in seiner Abhandlung über den Verlauf der Muskelermüdung bei wechselnder Belastung zu dem merkwürdigen Schlußergebnis, daß die Ermüdung des Muskels nicht von der Belastung und der mechanischen Arbeit, sondern nur von der Zahl der Reize abhängig sei. Einer Deutung dieses Widerspruches muß ich mich enthalten, solange ich den Einfluß des Intervalles der angewandten Reizfolgen nicht näher untersucht habe.

Der Befund über die zur Ausschöpfung erforderliche Reizform kann auch wie folgt ausgesprochen werden. Die Ausbildung einer Kontraktur scheint einer Ausschöpfung im Wege zu stehen. Ob nun die Kontraktur selbst als eine Art Sicherung angesprochen werden kann, das lasse ich dahingestellt. Experimentell konnte ich diese Frage bisher nicht untersuchen, weil meine Präparate, wie erwähnt nur geringe Kontraktur im Verlauf der Ermüdung aufwiesen. — Wenn festgestellt werden kann, daß bei ununterbrochener Faradisierung keine Ausschöpfung möglich war, so bedeutet dies, daß die Ausschöpfung unter physiologischen Arbeitsbedingungen erreicht werden kann. Die unterbrochene Reizfolge ähnelt in der Tat mehr dem natürlichen Gebrauch der Muskeln.

Der Versuch einer Deutung der drei Bedingungen läßt sich somit in die folgenden Sätze fassen:

1. Alle zuführenden Nervenfasern müssen während der ganzen Folge der Reizungen in maximale Erregung versetzt werden.
2. Die erforderliche Belastung steht offenbar in Beziehung zu der unter biologischen Verhältnissen gegebenen Höchstbeanspruchung des betreffenden Muskels.
3. Die Reizungsart darf sich nicht allzu sehr von dem natürlichen Gebrauch der Muskeln entfernen.

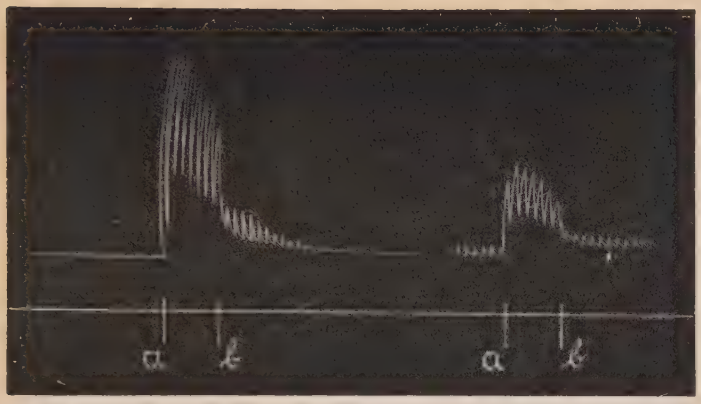
IV. Zur Physiologie der motorischen Endplatte.

Bevor ich mit den weiteren Ausführungen über die Nervenendplatte beginne, ist es nötig, die Erregbarkeitstypen Verworns

kurz zu erläutern. Verworn teilte alle erregbaren Gebilde in zwei Gruppen und zwar in „isobolische“, die dem „Alles-oder Nichts-Gesetz“ folgen und „heterebolische“, die das nicht tun. Die ersteren heißen „isobolisch“, weil sie auf jeden wirksamen Reiz immer eine gleich starke Energieentladung liefern, die letzteren „heterobolisch“, weil sie entsprechend der Reizintensität verschieden große Energiemengen entladen. Auf Grund dieser Eigenart ist den „heterobolischen Systemen“ noch eigentümlich, daß sie summationsfähig sind und eine Erregung nur mit Dekrement weiterleiten können, während die „isobolischen Systeme“ gerade die gegenteiligen Eigenschaften besitzen. Weiterhin konnte Verworn nachweisen, daß die „isobolischen Systeme“ bei Ermüdung heterebolische Eigenschaften annehmen, ihren ursprünglichen Charakter aber durch die Erholung wieder zurückgewinnen. Im frischen, unermüdeten Zustande sind das Herz, der markhaltige Nerv und die quergestreifte Muskelfaser isobolische Gebilde. Zu den heterobolischen sind dagegen zu zählen: die glatte Muskelfaser, der Träger der zentralnervösen Eigenschaften (nach Verworn die Ganglienzelle, nach Sherrington die Synapse), die Sinneszellen und die motorische Endplatte. Im Nervmuskel ist mithin zwischen den isobolischen Nerven und die isobolische Muskelfaser die motorische Endplatte als heterobolisches Gebilde eingeschaltet. Es liegt daher nahe, sie in physiologischer Hinsicht als eine periphere Ganglienzelle aufzufassen. Meine Versuche haben einige Befunde erbracht, die diesen Vergleich zu veranschaulichen vermögen.

Die bisher besprochenen Versuche über die Ausschöpfbarkeit haben gezeigt, daß offenbar der motorischen Endplatte die Entscheidung darüber zufällt, ob die Muskelfaser ausgeschöpt wird oder ob sie einen größeren oder kleineren Energiebetrag einspart. Sie kann also anscheinend wie ein nervöses Zentrum unter gewissen Umständen eine Erregung übertragen oder auch zurückhalten.

Die hervorragende Summationsfähigkeit der ermüdeten Endplatte möge zunächst an zwei Kurvenstücken veranschaulicht werden, die ich in Abbildung 1 wiedergebe. Beide Abschnitte stammen aus Versuchen mit Bestreiz und Vollbelastung. Die Ermüdung war mit ER bereits weit fortgeschritten. Nun wurde in beiden Fällen für kurze Zeit der Wagner'sche Hammer eingeschaltet; es wirkt also RR ein. Natürlich entstanden dadurch eine Reihe kurzer Tetani, jedoch waren diese auffallend verschieden. Der Muskel der Kurve I führte auf ER nur noch minimale Zuckungen aus als auf RR umgeschaltet wurde (von a bis b). Im Falle II, der von einem vollständig kuraresierten Muskel bei



I II

Abbildung 1. Zuckungen von durch ER weitgehend ermüdeten Muskeln; I bei indirekter Reizung, II am kuraresierten Muskel. Von a—b wurde auf RR umgeschaltet. Zu beachten: Zunahme der Hubhöhen auf ER nach Aufhören der RR bei I.

direkter Reizung stammt, waren die Zuckungen auf ER noch höher. Jetzt bewirkt RR in I, also bei Nervenreiz, ganz beträchlich höhere Tetani als bei II, mithin nach Ausschaltung der Endplatten. Die Messung ergibt bei

I 0,6 : 43,9 = 1 : 73
II 2,1 : 17,1 = 1 : 8

Ist schon diese beträchtliche Verstärkung des Tetanus auf die Erregungssummation in der Endplatte zurückzuführen, so erbringt das Verhalten unmittelbar nach Umschalten auf ER erneuten Beweis von der Summationsfähigkeit der Endplatte. In dem Augenblicke der Umschaltung (b) besteht in beiden Fällen noch eine gewisse (etwa gleich starke) Kontraktur, die eine Weile bestehen bleibt. Während aber bei II sofort wieder die Hubhöhen, die ER vor der Einwirkung von RR erzeugte, in unveränderter Höhe zurückkehren, bewirkt ER bei indirekter Muskelreizung mehrfach vergrößerte Zuckungen (1 : 11), die erst etwa mit dem 14ten Reize die alte Höhe wieder erlangen. Hier handelt es sich also offenbar um eine Erscheinung, die nur bei Tätigkeit der motorischen Endplatten zustande kommt. Hätte es sich um Reflexzuckungen gehandelt, so würde man zweifellos von „Bahnung“ sprechen. Es dürfte sich also auch hier wie bei der Bahnung um eine durch die RR entstandene Dauererregung handeln, zu der sich die Erfolge der ER summieren können.

Die Erscheinung der Dauererregung besitzt eine allgemeine Bedeutung für das Getriebe im nervösen Zentralapparat. Sie

wurde von Matthaei (11) eingehend untersucht, besonders in der Form einer nach funktioneller Beanspruchung noch längere Zeit im Zentralnervensystem bestehende unterschwellige Erregung. Hierher gehört auch die erhöhte Reflextätigkeit nach längerer Faradisierung, die gesteigerten Reflexe nach angestrengten Märschen oder die ausgesprochen rhythmischen Rückenmarksreflexe nach durch Summation bedingten Erregungen. Ebenso können aber auch von Anbeginn unterschwellige Erregungen längere Zeit fortdauern und durch Hinzutreten neuer Reize sichtbar werden. So konnten nicht auslösbare Reflexe durch Einwirkung eines kalten Bades, durch Faradisierung des betreffenden Gliedes oder auch durch Perkussion der entsprechenden Sehne „wiederbelebt" werden. Für den vorliegenden Gegenstand scheint mir noch von besonderer Bedeutung die Tatsache, daß Ermüdung und Erregungsrückstand (Dauererregung) zwei im Zentralnervensystem antagonistisch wirkende Faktoren darzustellen scheinen, eine Vermutung, die von Matthaei (9) auf Grund seiner Versuche „über die Zunahme der Reflextätigkeit im Anschluß an funktionelle Beanspruchung" zuerst ausgesprochen wurde. Ein gleiches antagonistisches Verhalten zwischen Ermüdung und Dauererregung können wir nunmehr auch für die Arbeitsweise der Nervenendplatte annehmen.

Auf die Summationsfähigkeit wenigstens der ermüdeten Nervenendplatte scheinen auch die Untersuchungen von N. A. Judenitsch (5) ein Licht zu werfen. Er fand, daß an einem ermüdeten Muskel eine Kombination von zwei Reizen, angefangen mit dem Intervall von 3—5 σ und mehr, eine wesentlich größere Muskelzuckung hervorruft als die Summe der entsprechend beiden Einzelzuckungen. Diese Erscheinung hänge nicht mit der Ermüdung des Nerven bzw. des Muskels oder mit einer Verlängerung der absoluten Refräktärphase zusammen, sondern beruhe auf einer schlechteren Uebertragung der Impulse vom Nerven auf den Muskel infolge irgendwelcher Veränderungen im Nervenendorgan.

Um diese eigenartigen Tatsachen zu verstehen, muß zunächst an die Möglichkeit erinnert werden, wie überhaupt ein Muskel trotz der Isobolie der einzelnen Fasern zu verschieden starken Zuckungen gelangen kann. Wenn der Nerv eines Nervmuskelpräparates mit Einzelreizen erregt wird, löst ein eben wirksamer Reiz eine geringe Zuckung aus; bei weiterer Reizzunahme wächst auch die Zuckungshöhe und erst von einer bestimmten Reizstärke an erhalten wir stets maximale Hubhöhen. Unter der Voraussetzung der Isobolie des Nerven pflegt man diese Erscheinung auf eine Beziehung zwischen Reizstärke und Anzahl der erregten

Nervenfasern zurückzuführen. Eben wirksame Reize würden infolge zu geringer Stromdichte im Nerven erst wenige Nervenfasern erregen und entsprechend wenig Muskelfasern zur Kontraktion bringen. Wir erhalten eine geringe Hubhöhe. Sobald die Reizstärke alle Nervenfasern erfaßt, werden auch alle Muskelfasern erregt; die Hubhöhe ist maximal. Wirken nun auf einen Nerven Reihenreize ein, deren Reizstärke so gewählt ist, daß alle Nervenfasern erregt werden, so beobachten wir, wie die Hubhöhe wesentlich höher ausfällt als bei maximalen Einzelreizen. Dieser Hubhöhenunterschied kann nicht auf einer verschieden großen Anzahl erregter Muskelfasern beruhen und wegen der Isobolie der Muskelfaser auch nicht auf einer Vergrößerung der einzelnen Kontraktionswellen durch Summation. Man nimmt an, daß sich infolge der raschen Reizfolge mehrere Kontraktionswellen auf einer Muskelfaser häufen (wie die Perlen auf dem Reihfaden) und so eine größere Hubhöhe bedingen. Es handelt sich mithin um eine „Superposition" mehrerer Kontraktionswellen. Wie sollen wir uns nun die Tatsache vorstellen, daß bei RR schon Schwellenreize einen maximalen Tetanus ergeben. Die eben erörterten Erklärungen lassen eine verständliche Deutung nicht zu. Ein derartiges Verhalten wäre daher nur denkbar, wenn von den primär spärlich erregten Nervenfasern Erregungen auf alle Muskelfasern übertragen werden könnten. Der Verdacht, daß durch die Aenderung der Reizform (RR) mehr Nervenfasern erfaßt würden, ist wenig begründet.

Da es sich bei Judenitsch nur um zwei Reize handelt, kann man seinen Befund auch nicht unter der Annahme verstehen, daß der ermüdete Muskel echte Summationsfähigkeit erhalten habe. Man muß schon eine entscheidende Mitwirkung der Endplatten in Erwägung ziehen.

Zur Klärung der Sache schildere ich noch einige, besonders darauf angelegte Versuche. Zuerst untersuchte ich an einem frischen Muskel die Abhängigkeit der Hubhöhe von der Reizstärke unter Verwendung der beiden Reizungsarten bei Reizung durch den Nerven. Besserer Uebersicht wegen habe ich einzelne Befunde, die nur Beispiele mehrerer durchgeführter Versuche darstellen, in Tabellen zusammengestellt. Dort gibt die erste Säule die Reizstärke, in mm Rollenabstand (RA) an; die zweite die entsprechende Hubhöhe bei ER, die dritte diejenige bei RR und die vierte das Verhältnis der jeweiligen RR- und ER-Hubhöhen. Bei Betrachtung der Tabelle I und der zugehörigen Kurve ist vor allem auffallend, daß die Hubhöhe bei RR von Anfang an trotz Zunahme der Reizstärke immer unverändert eine maximale bleibt.

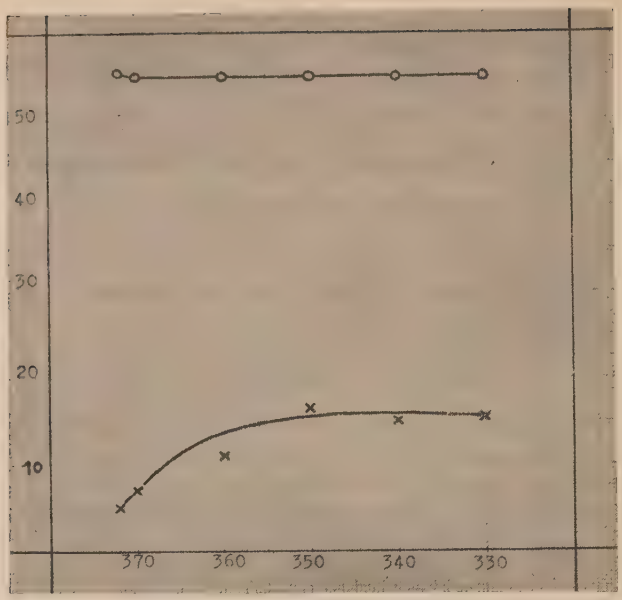


Abbildung 2. (siehe Tabelle I.) Abszisse: Reizstärke (Rollenabstand in mm); Ordinate: Hubhöhe in mm. ×——×: Hubhöhe bei ER; ○ —○: Hubhöhe bei RR.

Tabelle I.

Frischer Nerv-Muskel. Reizung über den Nerven.

RA	Hubhöhe bei		RR/ER
	ER	RR	
mm	mm	mm	
373	—	—	—
372	5,0	55,5	11,1
370	7,0	55,0	7,9
360	11,0	55,0	5,5
350	16,5	55,0	3,3
340	15,0	55,0	3,7
330	15,5	55,0	3,5

Tabelle II.

Ermüdeter Nerv-Muskel. Reizung über den Nerven.

	RA	Hubhöhe bei		RR/ER
		ER	RR	
	mm	mm	mm	
I.	290	0,8	46,5	58,1
II.	290	0,7	44,0	62,9

Die Hubhöhe der ER nimmt dagegen in der bekannten Weise anfangs bei sehr geringer Aenderung der Reizstärke verhältnismäßig rasch zu, behält aber dann bei Erreichung des Bestreizes die gleiche Hubhöhe[1]). Das bei größter Reizstärke (Bestreiz) erhaltene Hubhöhenverhältnis beider Reizarten beträgt im Mittel mehrerer Versuche 1:3,5.

Wenn wir nun das Hubhöhenverhältnis unter den gleichen Bedingungen an einem ermüdeten Muskel prüfen, ist es, wie wir aus Tabelle II an Hand von zwei Fällen ersehen, von 1:3,5 bei einem frischen Muskel auf rund 1:60 gestiegen. Dieser Unterschied dürfte im Wesentlichen auf die viel kleinere absolute Hubhöhe bei ER zurückzuführen sein.

Natürlich muß es nun von größter Bedeutung sein, die entsprechenden Erhebungen am kuraresierten Muskel anzustellen. Der Inhalt der Tabellen III und IV dürfte im Anschluß an Tabelle I und II verständlich sein. Gegenüber den Ergebnissen bei indirekter Reizung zeigen uns die Tabellen III und IV, daß das Hubhöhenverhältnis zwischen ER und RR an einem frischen und an einem ermüdeten kuraresierten Muskel annähernd das gleiche ist. Das Hubhöhenverhältnis eines frischen kuraresierten Mukels schwankt zwischen 3,8 und 8,5, dasjenige des ermüdeten Muskels, wie uns die Werte aus drei verschiedenen Ermüdungsversuchen besagen, zwischen 4,2 und 8,3. Die Abbildungen zu Tabelle I und III geben ein anschauliches Bild, wie verschieden ein Muskel bei indirekter und direkter Reizung auf ER und RR antwortet.

1) Bei weiter Entfernung der Sekundärspule von der Primärspule bedingt eine Aenderung des Rollenabstandes etwa um 1 cm einen bedeutend geringeren Reizstärkenunterschied als eine Veränderung des Rollenabstandes um den gleichen Betrag bei kleiner Entfernung der beiden Induktionsspulen.

Tabelle III.

Frischer Kurare-Muskel.

RA	Hubhöhe bei		RR/ER
	ER	RR	
mm	mm	mm	
135	—	—	—
130	1,0	5,0	5,0
125	2,5	9,5	3,8
120	3,0	25,0	8,3
115	4,0	33,0	8,3
110	5,5	47,0	8,5
105	7,0	52,0	7,4
100	7,5	55,5	7,4
90	10,0	61,0	6,1
80	14,0	63,5	4,5
70	15,0	65,0	4,3

Die wesentlichen Befunde der in den Tabellen vorgelegten Versuche lassen sich folgendermaßen zusammenstellen:

1. Während bei indirekter Muskelreizung der faradische Reiz schon an der Schwelle maximale Hubhöhe ergibt, ist die Zuckungsgröße beim kuraresierten Muskel von der Reizstärke des RR abhängig.

2. Das Verhältnis der Tetanushubhöhe zur Einzelzuckungsgröße bleibt beim kuraresierten Muskel auch nach Ermüdung von der gleichen Größenordnung wie beim frischen indirekt gereizten Muskel. Dagegen steigt diese Verhältniszahl beim ermüdeten Nervmuskel fast auf das Zwanzigfache.

Die Abhängigkeit der Hubhöhe von der Reizstärke läßt sich mit der Annahme der wirksamen Reizung verschieden vieler Fasern, wie das oben bereits ausgeführt wurde, erklären. So erscheint es auch verständlich, daß die betreffende Kurve (ER) für den indirekten Reiz bei dem erheblich geringeren Querschnitt des Nerven steiler verläuft als für den direkten Reiz bei dem größeren des Muskels.

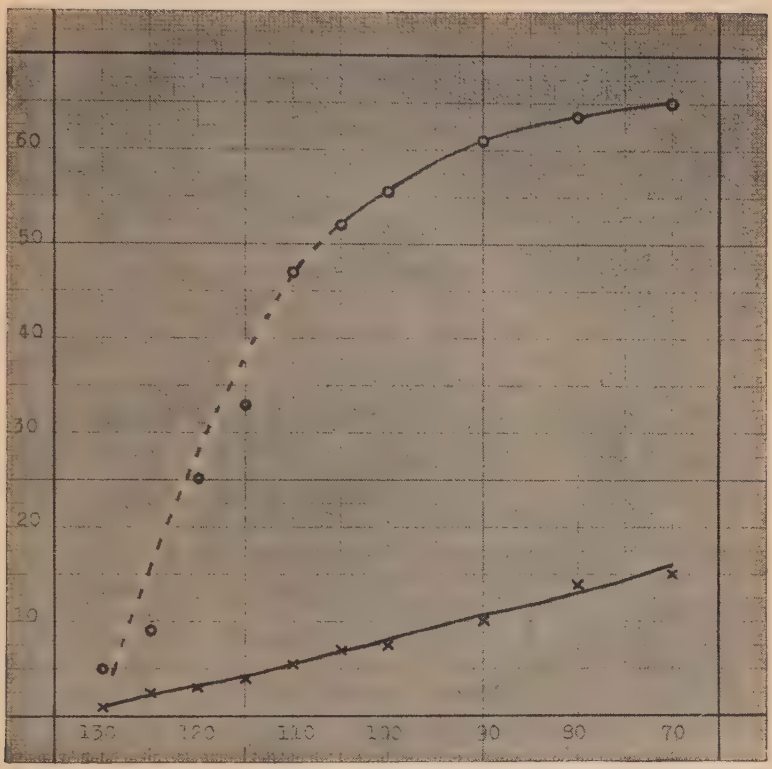


Abbildung 3. (siehe Tabelle III.) Abszisse: Reizstärke (Rollenabstand in mm); Ordinate: Hubhöhe in mm; ×——×: Hubhöhe bei ER; O——O: Hubhöhe bei RR.

Die Tatsache, daß der RR von Schwellenintensität bei indirekter Reizung maximale Hubhöhe erzeugt (Tabelle I), zwingt zu der Annahme, daß hier sogleich alle Muskelfasern erregt wurden. Da aber an der Elektrode bei Schwellenreiz sicher nur erst wenige Nervenfasern wirksam gereizt wurden, ist der Schluß auf eine Erregungsübertragung von einer Nervenendplatte zu mehreren Muskelfasern unvermeidbar. Es müssen mithin Querverbindungen zwischen den Endplatten angenommen werden, die jedenfalls unter den Bedingungen einer Erregungssummation beschritten werden können. Diese Behauptung wäre wenig begründet, wenn nicht schon viele Vorfragen hinsichtlich des Arbeitsverhältnisses zwischen Nerv und Muskel einwandfrei geklärt wären. Die grundlegenden Erkenntnisse verdanken wir auf diesem Gebiet W. Kühne. Die naheliegende Vermutung, daß durch Kontakt eine

Tabelle IV.

Ermüdeter Kurare-Muskel.

	RA	Hubhöhe bei		RR/ER
		ER	RR	
	mm	mm	mm	
I.	80	1,0	5,0	5,0
II.	70	1,2	5,0	4,2
III.	60	1,8	15,0	8,3

Erregungsübertragung auf andere Muskelfasern erfolgen könnte, widerlegte er schon 1859 (7). Und in neueren Untersuchungen spricht Samojloff (12) geradezu von einer chemischen Isolierung der einzelnen Muskelfaser. Er verneint nicht nur eine direkte Erregungsübertragung, sondern hält auch die Ausbreitung etwa entstehender Ermüdungsstoffe — also einer Erregbarkeitsänderung — auf andere Muskelfasern für ausgeschlossen. So könne die eine Faser in Ermüdung übergehen, während zu gleicher Zeit eine in der Nähe sich befindende andere, bereits ermüdete Faser, sich sogar erholt. Dagegen enthält der bekannte Zweizipfelversuch Kühnes (6) den Nachweis einer nervösen Verbindung zwischen verschiedenen Fasergruppen eines Muskels. Jedoch ist die Verbindung nicht gangbar vom Muskel aus, denn ein rückläufiger Erregungsverlauf vom Muskel über die Endplatte zum Nerven kann, wie Kühne zeigte, an einem gesunden Organ niemals stattfinden. So bliebe also nur noch eine auf nervösem Wege erfolgende Erregungsübertragung übrig. Wie schon früher ausgeführt, glauben wir, daß diese nervöse Erregungsleitung in Querverbindungen zwischen den Nervenendplatten zu suchen ist.

Es sei ausdrücklich darauf hingewiesen, daß die Annahme solcher Querverbindungen zu den Schlußfolgerungen, die Samojloff und Beritoff gezogen haben, in Widerspruch steht. Aus Befunden jener Untersucher lassen sich aber gerade Hinweise auf die ausgesprochene Vermutung in zwangloser Weise ableiten. Obgleich beide Autoren unter gleicher Fragestellung an demselben Versuchsobjekt und unter weitgehend gleichen Versuchsbedingungen arbeiteten, werten sie doch ihre Beobachtungen ganz verschieden aus. Während sich Samojloff eindeutig für eine einzige Reizeintrittsstelle jedes Nerven in die ihm zugeordnete Muskel-

faser ausspricht, behauptet Beritoff eine plurisegmentelle Innervation der quergestreiften Muskelfasern.

Durch Ableitung von Aktionsströmen des Gasstrocnemius bei getrennter Reizung der beiden Vorderwurzeln, die an der Innervation dieses Muskels hauptsächlich beteiligt sind, suchte Samojloff die Frage zu klären, wie die Nervenfasern den einzelnen Muskelfasern zugeordnet sind. In der Tat konnte aus den erhaltenen Aktionsstrombildern der Schluß gezogen werden, daß der Gastrocnemius aus zwei Muskelanteilen besteht, deren Innervation ganz unabhängig von einander geschieht. Anschließend ging Samojloff dazu über, zu prüfen, ob diese unabhängig voneinander innervierten Muskelanteile auch unabhängig voneinander ermüden. Am Ende seines feinsinnigen Unternehmens ist er der Meinung, daß beide Muskelanteile und sogar die einzelnen Muskelfasern getrennt ermüden und ebenso getrennt sich erholen können. Die bisher erwähnten Befunde sind alle in Versuchen mit maximalen jede Sekunde erfolgenden Induktionsschlägen erhoben. Dagegen ändert sich das Bild für Samojloff völlig, wenn er faradische Reize verwendete. Er stand vor der Tatsache, daß ein maximaler Tetanus, der bei Reizung einer Wurzel sich entwickelt, nicht immer größer wird, wenn nun gleichzeitig die andere Wurzel RR erhält [1]). Er war von diesem Ergebnis sichtlich überrascht und führte es auf eine eigene, in dem Muskel selbst bedingte Unterstützung zurück.

Ganz anders deutet nun Beritoff seine Beobachtungen. Er stützt sich in seinem Beweise einer plurisegmentellen Innervation der einzelnen Muskelfaser auf zwei Haupterscheinungen. Einmal fand er die Reizwirkung der einen Wurzel nach kurzer Faradisation der anderen beträchtlich erhöht, ganz gleich, ob er als Prüfungsreiz Einzel-Induktionsschläge oder tetanische Reihenreize verwandte. Das andere Mal konnte er feststellen, wie nach längerer Arbeit des Muskels durch Reizung einer Wurzel mit Einzel- oder Reihenreizen nun auch die durch Reizung der anderen Wurzel ausgelöste Hubhöhe abgenommen hatte [2]).

---

1) Eine geringe Zunahme ergab sich nur, wenn ein großer Unterschied zwischen den Hubhöhen bei Reizung der einzelnen Wurzeln bestand und zuerst die den schwächeren Tetanus bewirkende Wurzel gereizt wurde.

2) Beritoff macht jedoch hier eine Einschränkung. Er fügt ergänzend hinzu, daß ein derartiger Verlauf besonders dann deutlich auftrat, wenn die Hubhöhen von der zuerst gereizten Wurzel wesentlich stärker waren als die der zum Vergleich gereizten. Im umgekehrten Fall konnte eine Ausdehnung der Ermüdung auf den anderen Muskelteil nicht erzielt werden.

Die Auswertung der Befunde der genannten russischen Physiologen für die vorliegende Untersuchung hat an der von Samojloff festgestellten verschiedenen Wirkung der ER und RR anzusetzen! Unter Einwirkung des faradischen Reizes ermüdet die Nervenendplatte sehr schnell, dadurch werden veränderte Bedingungen (z. B. eine erhöhte Summationsfähigkeit) geschaffen, die die Querverbindungen zu den Muskelfasern des anderen Muskelanteiles zugänglich machen. Es erhalten nun alle Muskelfasern Reize, der Muskel liefert einen maximalen Tetanus, und die hinzutretenden Reize der zweiten Spinalwurzel können keine Zunahme der Hubhöhe bewirken. Die Beobachtungen Beritoffs bestätigen uns die gleiche Auffassung von den Zusammenhängen dieser Vorgänge. Nur sehen wir uns hier dem Widerspruch gegenüber, daß bei den Ermüdungsversuchen eine Hubhöhenabnahme des geschonten Muskelanteiles auch bei Verwendung von Einzelreizen eintrat. Jedoch geschah dies nicht unter allen Bedingungen. Ich vermute, daß wahrscheinlich nicht die geeignete Reizstärke benutzt wurde.

Es muß weiteren Versuchen vorbehalten bleiben, die Bedingungen für diese Befunde klar gegeneinander abzugrenzen. — Jedenfalls dürfte auch die auffallende Zunahme des Hubhöhenverhältnisses beim ermüdeten indirekt gereizten Muskel (Tabelle II) zu der Annahme von Querverbindungen zwischen den Endplatten zwingen. Der große Unterschied der Verhältniszahlen wäre überdies mit einer erhöhten Summationsfähigkeit der ermüdeten Endplatte in Zusammenhang zu bringen.

Das Vorhandensein von Querverbindungen hätte zur Folge, daß nunmehr Erregungen von mehreren Seiten zur Nervenendplatte gelangen können. Die aus verschiedenen Richtungen kommenden Erregungen würden dann nicht nur nacheinander anlangen können; sie könnten auch gleichzeitig eine Nervenendplatte treffen, womit außer einer Sukzessiv-Summation auch eine Simultan-Summation möglich würde. Die Frage, wie und unter welchen Bedingungen überhaupt eine Erregungsweiterleitung von einer Endplatte zur anderen stattfindet, kann hier nicht erledigt werden. Sie wurde indessen verschiedentlich angeschnitten.

Ich komme also auf Grund meiner Befunde zu dem Schluß, daß die motorische Endplatte nicht nur über die Weiterleitung der eintreffenden Erregung entscheidet. Genau wie ein zentrales Neuron ist sie offenbar auch für die Erregungsverteilung und damit für die Ausbreitung der Erregung im Muskel maßgeblich. Der Endplatte würde dann eine besondere Rolle bei der Arbeitszuweisung an die einzelnen, einen Muskel aufbauenden Muskelfasern zukommen.

Mit Matthaei dürfen wir vermuten, daß für den Muskel „das Gesetz des Arbeitswechsels“ (10) die gleiche Gültigkeit hat, wie es bereits für die Tätigkeit der Kapillaren und Epidermiszellen nachgewiesen, für Glomeruli und Lungenalveolen wahrscheinlich gemacht worden ist. Nur bei höchster Beanspruchung werden alle verfügbaren Kräfte eingesetzt. Während durchschnittlicher Arbeitsleistungen dagegen sind immer nur ein Teil der betreffenden Gewebszellen oder Organglieder tätig und zwar diese in beständigem Wechsel der Belegschaft. So ist bei plötzlich geforderter Höchstleistung oder auch bei Ausfall mehrerer geschädigter Funktionselemente eine größtmögliche Funktionsbereitschaft und -Sicherheit gewährleistet.

Am Ende dieser Ausführungen drängt es mich, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Matthaei, der meine besondere Neigung zu biologischen Fragestellungen in seltenem Maße zu wecken, fördern und auszurichten verstand, für alle seine Mühe bei der Durchführung dieser Untersuchung den aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Zusammenfassung.

1. Unter den üblichen Bedingungen eines Ermüdungsversuches am Nervmuskelpräparat pflegt der Muskel nicht ausgeschöpft zu werden. Auch wenn am Ende einer länger fortgesetzten Reizreihe durch den Nerven gar keine Muskelzuckung mehr zu erhalten ist, ergibt eine unmittelbare Reizung des Muskels in der Regel noch beträchtliche Zuckungen. Es wurde daher die Frage untersucht, ob etwa dieser Restbetrag an Muskelenergie dem Zugriff des Organismus (bei Erregung über den Nerven) ganz unzugänglich ist.

2. Es galt, Versuchsbedingungen zu finden, unter denen der Muskel eines isolierten Nervmuskelpräparates bei Reizung des Nerven so vollständig ausgeschöpft wurde, daß bei nachfolgender unmittelbarer Muskelreizung überhaupt keine Zuckung mehr möglich war. Als Bedingungen der vollständigen Ausschöpfung bei Reizung des Nerven ergaben sich:

   a) Bestreiz (maximaler Reiz).

   b) Vollbelastung (eine mittlere Belastung, die zur biologischen Höchstbelastung in Beziehung steht).

   c) Mindestdauer der Unterbrechungen in der Reizfolge, die weitgehende Streckung des Muskels ermöglichen muß.

3. Die heterobolische Nervenendplatte besitzt zentrenähnliche Eigenschaften. Sie spielt die entscheidende Rolle bei der Erregungsübertragung vom Nerven auf den Muskel. Sie besitzt — jedenfalls im ermüdeten Zustande — ausgeprägte Fähigkeit der Dauererregung.

   Die Befunde drängen zu der Annahme von (nervösen?) Querverbindungen zwischen den motorischen Endplatten. Damit erhielte die motorische Endplatte auch die Möglichkeit, über die Verteilung der Erregung auf die einzelnen Muskelfasern, also über die Erregungsausbreitung im Muskel, zu entscheiden.

Schrifttum.

1. I. Beritoff: Physiologischer Beweis der plurisegmentellen Innervation der quergestreiften Muskelfasern. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol. Bd. 205, S. 455.

2. A. Bier: Höchstleistungen durch seelische Einflüsse und durch Daseinsnotwendigkeiten. Münchener Medizin. Wochenschrift. 71. Jahrg. Nr. 36, S. 1227 ff. 1924.

3. W. O. Fenn: A quantitative comparison between the energy liberated and the work performed by the isolated sartorius muscle of the frog. Journal. of physiol. Bd. 58, S. 175.

4. W. R. Hess: Die Physiologie der Arbeit. Die Naturwissenschaften. Heft 47, S. 1038. 1924.

5. N. A. Judenitsch: Der Einfluß der Ermüdung auf die Refraktärphase im Nervmuskelpräparat. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 235, S. 89.

6. W. Kühne: Ueber das doppelsinnige Leitungsvermögen der Nerven. Zeitschr. f. Biol. Bd. 22, S. 305. 1886.

7. — — Ueber sekundäre Muskelerregung. Zeitschr. f. Biol. Bd. 26, S. 203. 1890.

8. R. Matthaei: Ueber den Einfluß rhythmischer Reize auf den Rückenmarksreflex. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 18. S. 305.

9. — — Ueber die Zunahme der Reflextätigkeit im Anschlusse an funktionelle Beanspruchung. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 20. S. 243 und 269.

10. — — Topographische Physiologie des Rückenmarkes. Handb. der norm. und pathol. Physiol. Bd. 10, S. 147.

11. — — Erregung und Erregbarkeitssteigerung, sowie über Dauererregungen im Zentralnervensystem. Deutsche Med. Wochenschr. 48. Jahrg. Nr. 35, S. 1164 ff. 1922.

11a. — — Ueber die Methode der Biologie. Natur und Museum. Heft 7. S. 321. 1929.

12. A. Samojloff: Zur Frage der doppelten Innervation des Froschgastrocnemius. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 204, S. 691.

13. C. G. Santesson: Einige Beobachtungen über die Ermüdbarkeit der motorischen Nervenendigungen und der Muskelsubstanz. Skand. Arch. f. Physiol. Bd. 5. S. 394. 1895.

14. — — Nochmals über die Ermüdbarkeit des Muskels und seiner motorischen Nervenendigungen. Skand. Arch. f. Physiol. Bd. 11. 1901.

15. F. Schenck: Ueber die Ermüdbarkeit des Muskels und seiner motorischen Nervenendorgane. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 79. S. 334. 1900.

16. K. Toda: Untersuchungen über den Verlauf der Muskelermüdung bei wechselnder Belastung und unter dem Einfluß von Giften und Ionen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 224. S. 403.

17. M. Verworn: Erregung und Lähmung. Jena 1914.

18. — — Ermüdung, Erschöpfung und Erholung der nervösen Zentra des Rückenmarks. Berliner Arch. f. Physiol. 1900. Suppl. S. 170.

19. A. Waller: Experiments and observations, relating to the process of fatigue and recovery. Brit. med. journ. Bd. 2. S. 136. 1885.

Lebenslauf.

Als Sohn des Lehrers und Kantors Alexander Pracht und seiner Ehefrau Theodora, geb. Lehfeld, wurde ich am 2. 11. 1909 zu Deutmannsdorf, Kr. Löwenberg, Schlesien, geboren. Fünf Jahre ging ich bei meinem Vater zur Volksschule, besuchte dann das Reform-Realgymnasium in Löwenberg und erhielt dort Ostern 1929 nach einem Jahr Prima das Reifezeugnis. Anschließend begann ich das Studium der Medizin in Tübingen; nach elf Semestern, von denen ich nur das 10. in Freiburg im Breisgau verbrachte, legte ich dort das Staatssexamen ab. Während des praktischen Jahres arbeitete ich fünf Monate in einer Heil- und Pflegeanstalt, und sechs Monate an der Inneren Abteilung eines Knappschaftslazarettes in Schlesien. Seit Januar 1936 bin ich am hiesigen Physiologischen Institut tätig, wo ich seit Juli die Stelle eines außerplanmäßigen Assistenten innehabe. Januar 1936 erhielt ich meine Aerztliche Bestallung.